

References

1. *Latowski D., Grzyb D.J., Strzalka K.* The xanthophyll cycle – molecular mechanism and physiological significance // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2004. Vol. 26. P. 197–212.
2. *Jahns P., Latowski D., Strzalka K.* Mechanism and Regulation of the Violaxanthin Cycle: The Role of Antenna Proteins and Membrane Lipids // *Biochimica et Biophysica Acta*. 2009. Vol. 17. P. 3–14.
3. *Kuczynska P., Jemiola-Rzeminska M., Strzalka K.* Photosynthetic pigments in diatoms // *Marine Drugs*. 2015. Vol. 13. P. 5847–5881.
4. *Grzyb J., Latowski D., Strzalka K.* Lipocalins – a family portrait // *J. of Plant Physiology*. 2006. Vol. 163. P. 895–915.
5. Kinetic of violaxanthin de-epoxidation by violaxanthin de-epoxidase, a xanthophyll cycle enzyme, is regulated by membrane fluidity in model lipid bilayers / D. Latowski, J. Kruk, K. Burda et al. // *European Journal of Biochemistry*. 2002. Vol. 269. P. 4656–4665.
6. *Latowski D., Akerlund H.-E., Strzalka K.* Violaxanthin de-epoxidase, the xanthophyll cycle enzyme, requires lipid inverted hexagonal structures for its activity // *Biochemistry*. 2004. Vol. 43. P. 4417–4420.
7. The main thylakoid membrane lipid monogalactosyldiacylglycerol (MGDG) promotes the de-epoxidation of violaxanthin associated with the light-harvesting complex of photosystem II (LHCII) / S. Schaller, D. Latowski, M. Jemiola-Rzeminska et al. // *Biochimica et Biophysica Acta*. 2010. Vol. 1797. P. 414–424.

УДК 579.64:57.017.3:57.047:632.93

И. В. Максимов

*Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение ФГБНУ Уфимского федерального исследовательского центра РАН, 450054, Россия, г. Уфа, пр. Октября, 71
igor.mak2011@yandex.ru*

ЭНДОФИТНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ В КОМПЛЕКСНОЙ ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ ОТ ПАТОГЕНОВ И ВРЕДИТЕЛЕЙ*

Ключевые слова: защита растений, эндофитные микроорганизмы.

Получение высококачественной сельхозпродукции немислимо без защиты растений, в основном с использованием химических средств. Хотя эффективность таких средств защиты растений (СЗР) достаточно высока, существуют проблемы с их экологической составляющей, которую можно улучшить путем применения безопасных препаратов на основе природных соединений, а также СЗР с использованием созданных на базе технологий РНК – интерференции и активного редактирования геномов. Вопрос об экономичности разработок

*Работа выполнена в рамках научного проекта РФФИ № 17-29-08014 (2018).

© Максимов И. В., 2018

СЗР предполагает, что доля химических будет со временем снижаться, за счет их замены биологическими. Однако, согласно имеющейся во Всемирной сети Интернет информации, к 2016 г. в России биологические СЗР в общем рынке пестицидов занимают не более 3 %.

Уникальной активной составляющей биологических СЗР могут стать эндофиты, определяемые как способные жить в тканях растений, не вызывая у них болезней, некоторые из которых, являясь важной интегративной частью фитобиома, проявляют комплекс хозяйственно полезных признаков, таких как антагонизм к патогенам и/или инсектицидность, способность к мобилизации и/или фиксации элементов минерального питания растений (фосфор и азот), деградировать токсины, негативно влиять на эндосимбионтов вредителей, индуцировать устойчивость к абиотическим стрессовым факторам и загрязнению среды, стимулировать рост растений и фитоиммунитет.

Один из первых экспериментов по исследованию защитных свойств эндофитов касался изучения антагонизма бактерии *Pseudomonas syringe* к грибу *Ceratocystis ulmi* в тканях ясеня американского [1]. Вскоре после этого способность к биоконтролю патогенов была обнаружена у эндофитных штаммов *Bacillus spp.*, *Enterobacter spp.*, *Burkholderia spp.* На современном этапе опубликовано много работ, посвященных защитному действию ризосферных и эндофитных бактерий.

Более высокая, в сравнении с ризосферной микрофлорой, устойчивость эндофитов к воздействию окружающей среды, вследствие тесных взаимоотношений с растением-хозяином и интегрированностью их в фитобиом, предполагает не только их активное влияние на фитофизиологические характеристики. Комплексная продукция растениями под влиянием эндофитов различных биологически активных веществ, включая антибиотики, антиканцерогенные и антиоксидантные вещества, летучие органические соединения, антифунгальные, противовирусные, инсектицидные, иммуномодулирующие агенты, биопластики и др. позволяет говорить и о других направлениях их хозяйственного назначения. Так, способность эндофитов к биоконверсии пестицидов и снижению токсического действия поллютантов открывает возможности использования их в практике биоремедиации загрязненных территорий и снижения их содержания в продуктах питания [2]. Выработка биологически активных соединений позволит в перспективе использовать такие штаммы не только для защиты растений от вредных организмов, а даже в качестве пробиотиков, интегрированных в растениеводческую продукцию, для профилактической защиты животных и человека от заболеваний инфекционного характера.

Прописаны критерии распознавания «истинных» эндофитов: а) изоляция из поверхностно-дезинфицированных тканей; б) молекулярное обнаружение ДНК в тканях растений; в) способность выделенных колоний заселять ткани хозяина и/или других видов растений не вызывая у них патологических изменений. Интересно, что в ряде геномов штаммов обнаружены последовательности ДНК, ответственные за кодирование доменов белков, связанных с азотфиксацией и показано, что некоторые из них способны к такой функции. Так, бактерия *Herbaspirillum sp.*, обладающая вирулентностью к растениям кукурузы, риса и сахарного тростника, фиксировала азот и экспрессировала *nif*-гены при взаимодействии с проростками дикого риса [3]. Отмечено, что

некоторые ризобии, фиксирующие азот на бобовых, также проявляли эндифитность и обнаруживались в несвойственных для их существования тканях и видах растений, таких как батат *Ipomoea batatas* L. и сахарное сорго *Saccharum officinarum* L. [4, 5]. Показано, что СРРБ могут эффективно защищать растения от вирусов как через активацию системной устойчивости, так и непосредственно, продуцируя рибонуклеазы. Особый интерес для исследователей, в связи с этим, вызывает способность бактерий *B. amyloliquefaciens*, *B. intermedius* и *B. licheniformis* вырабатывать внеклеточные рибонуклеазы, названные барназами, биназами и балифазами, соответственно. Обнаружено, что сами барназы, кроме способности формировать защиту от вирусов, могут защищать растения и от других болезней, например табака от фитофтороза. Продуцирующий сурфактин штамм бактерии *B. subtilis* BMG02 эффективно защищал растения томатов от мозаики.

Как правило, не все производственно-«полезные» свойства бывают собраны в одном производственно значимом штамме, что требует формирования из наиболее экономических значимых штаммов формировать композиции. Вместе с тем часто можно встретиться с проблемой несовместимости штаммов и потери их эффективности. В этом случае могут помочь современные молекулярно-биологические технологии, позволяющие с высокой точностью перенести и сконцентрировать «полезные» гены в одной бактериальной линии, придавая ей новые, неприсущие исходным штаммам свойства. Например, способность к синтезу гидролаз (протеазы, хитиназы и глюканазы) позволило сформировать линию *Burkholderia vietnamiensis*, обработка которой защищала пшеницу от ризоктониоза, хлопчатник от фузариоза, томаты от серой гнили. Использование геномного шаффлинга Дж. Зао с сотр. позволило получить штамм бактерии *B. amyloliquefaciens* FMB72 [6]. Синтезирующий в 8,3 раз больше фенгидина, чем исходный штамм ES-2-4, выделенный из шлемника *S. baicalensis* Georgi. [7]. При слиянии протопластов, выделенных из *B. thuringiensis* и *B. subtilis*, получены гетерокарионы, обладавшие высоким уровнем инсектицидности против совки *Spodoptera litura* [8].

Способность эндифитных бактерий продуцировать фунги- и инсектотоксичные белки, праймировать фитоиммунные реакции и длительно сосуществовать в тканях растений способствует созданию биопрепаратов на исключительно новой основе и уходу от использования химических СЗР, а также генно-модифицированных растений, продуцирующих соответствующие инсекто-, акари-, фунги-, бактериоцидные белки.

Список литературы

1. Myers D.F., Slobel G.A. // Transactions of the British Mycological Society. 1983. Vol. 80. P. 389–394.
2. Гарипова С.Р. // Успехи современной биологии. 2012. Т. 132(5). С. 493–505.
3. Santoyo G., Moreno-Hagelsieb G., Orozco-Mosqueda M. C., Glick B.R. // Microbiological Research. 2016. Vol. 183. P. 92–99.
4. Terakado-Tonooka J., Ohwaki Y., Yamakawa H., Tanaka F., Yoneyama T., Fujihara S. // Microbes Environments. 2008. Vol. 23. P. 89–93.

5. *Thaweenut N., Hachisuka Y., Ando S., Yanagisawa S., Yoneyama T.* // Plant and Soil. 2011. Vol. 338. P. 435–449.
6. *Zhao J., Zhang C., Lu J., Lu Z.* // Canadian Journal of Microbiology. 2016. Vol. 62(5). P. 431–436.
7. *Zhang X., Huang Y., Harvey P. R., Ren Y., Zhang G., Zhou H., Yang H. E.* // Biotechnol Letters. 2012. Vol. 34(2). P. 287–293.
8. *Revathi K., Chandrasekaran R., Thanigaivel A., Akirubakaran S. A., Senthil-Nathan S.* // Archives of Phytopathology and Plant Protection. 2014. Vol. 47(11). P. 1365–1375.

Г. Л. Бурыгин

*Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН,
410049, Россия, г. Саратов, просп. Энтузиастов, 13
Саратовский государственный аграрный университет им. Н. И. Вавилова;
410012, Россия, г. Саратов, Театральная площадь, 1
burygingl@gmail.com*

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ РИЗОСФЕРНЫМИ БАКТЕРИЯМИ

Ключевые слова: PGPR, фитоиммунитет, биоконтроль.

Использование ризосферных бактерий, способных стимулировать рост растений (так называемые «PGPR»), за последние несколько десятилетий широко вошло в практику современной агробиотехнологии. Рынок биопрепаратов на основе штаммов PGPR является бурно растущим сегментом мировой экономики и по итогам 2015 года оценивался в более чем один миллиард долларов США с прогнозами десятикратного роста в период до 2025 года [1–2]. Первоначально исследования растительно-микробных взаимодействий ризосферных бактерий были направлены на поиск экологически безопасной альтернативы минеральным удобрениям. Однако с развитием молекулярно-генетических и аналитических методов стало возможным изучение более широкого набора аспектов ассоциативного симбиоза ризосферных бактерий с растениями. Помимо стандартного набора свойств PGPR: продукция фитогормонов, азотфиксация, фосфат-сольюбилизация, активные исследования проводятся по значимости ризосферных бактерий в снабжении растений катионами металлов, в том числе калия, биоконтрольные функции повышения устойчивости растений к фитопатогенам [3–4]. Одним из весьма перспективных направлений изучения ассоциативных симбиозов является исследования влияния PGPR на рост и развитие растений в стрессовых условиях, таких как засуха, засоленность, загрязнения среды ксенобиотиками. В экологической биотехнологии появилось целое направление – «ризоремедиация» [5] – изучение ризосферных процессов бактериальной деградации органических и детоксикации неорганических загрязнителей с последующим поглощением продуктов растениями.